



OBEČNÁ MYKOLOGIE

(místy se zvláštním zřetelem k makromycetům)

- Vymezení pojmů „houby“ a „mykologie“ • Historický výskyt a teorie o původu hub
- Stavba houbové buňky (cytoplazma, organely, jádro a bun. cyklus, bun. stěna)
 - Výživa a obsahové látky hub • **Vegetativní stélka hub** (nemyceliální houby, hyfy, hyfové útvary, pletivné útvary, **stélka lišejníků, růst houbové stélky**)
 - Rozmnožování hub (vegetativní, nepohlavní, pohlavní) • Genetika hub
 - Plodnice hub (sporokarpy, askokarpy, bazidiokarpy, anatomie plodnic, hymenofor, hymeniální elementy) • Spory hub (typy a stavba, šíření a klíčení)

STÉLKA LIŠEJNÍKŮ

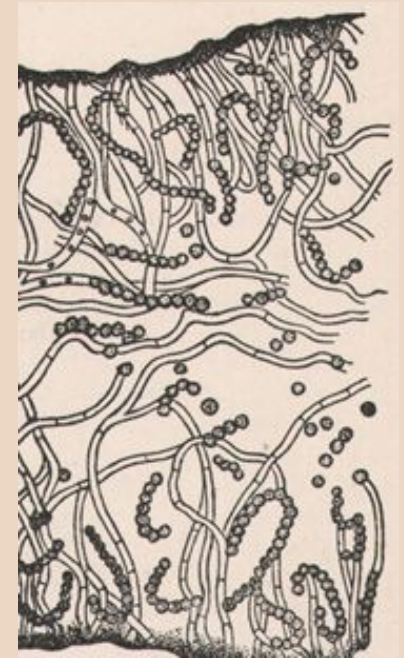
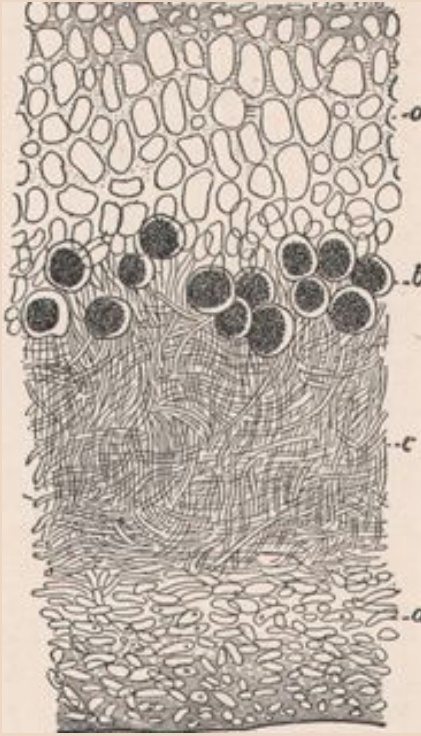
Zvláštností lišejníkové stélky je, že do houbových pletiv na určitá místa vstupuje fotobiont.

Lze rozlišit dva základní typy stélek podle anatomické stavby:

- **homeomerická stélka** (obr. vpravo) – tvar určuje fotobiont;
- **heteromerická stélka** (vrstvy na obr. vlevo: **a** - korová,

b - gonidiová, **c** - dřeňová, **d** - spodní korová) – tvar stélky určuje mykobiont, fotobiont je lokalizován v gonidiové vrstvě pod povrchem, kde je vystaven světlu a zároveň kryt korovou vrstvou proti vyschnutí (některé korovité lišejníky vylučují v povrchové vrstvě polysacharidy, případně ji činí hydrofobní vyloučením hydrofobinů /viz stavbu buněčné stěny/). Spodní kůra může být perforována

kanálky (**cyfely**) nebo místy chybět (**pseudocyfely**) pro lepší kontakt stélky se substrátem.



Collema – huspeník, homeomerický lišejník se sinicí z rodu *Nostoc*.

Foto Míša Sedlářová; <http://>

botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Collema

Druhý způsob dělení typů stélek lišejníků je založen na jejich morfologii:



Korovitá st. *Rhizocarpon geographicum*.

Foto Míša Sedlářová; <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Rhizocarpon%20geographicum>

- **korovitá stélka** – přilehlá k substrátu celým povrchem, přirůstá na okraji stélky, ve středu mohou buňky postupně odumírat;
- **lupenitá stélka** – dorziventrální stavba vrstev (stejně jako u předchozího typu), spodní část stélky zajišťuje absorpci vody a živin, růst též na okraji (obvykle laločnatém), přichycení k substrátu ve střední části (ne celou plochou) anebo prostřednictvím rhizin;

Lupenitá stélka větvičníku (*Evernia* či *Pseudevernia*).

Foto Vojtěch Dostál; <http://www.priroda.cz/clanky.php?detail=774>

Lupenitá stélka s apothecii *Xanthoria parietina*.

Foto Radovan Bednár; http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=27079

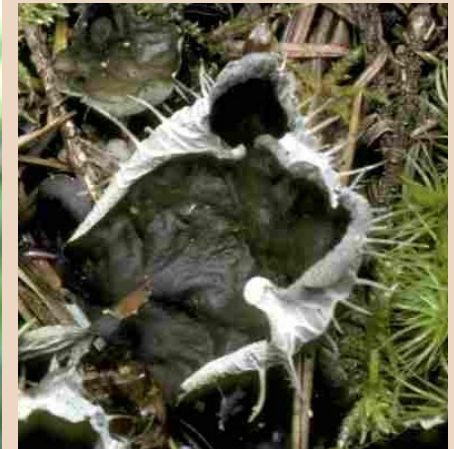


http://www.ac.wvu.edu/%7Efredr/Lichen_table.htm



Rhiziny

Peltigera membranacea.



- **keříčkovitá stélka** – vzpřímená nebo převislá (u epifytických druhů); radiální = koncentrická stavba vrstev, ve dřeni vrstva podélně jdoucích tlustostěnných hyf, zajišťujících pevnost stélky (uprostřed může být i dutina);
- čtvrtým typem je **dimorfická stélka**, představující kombinaci lupenité vegetativní stélky (thallus horizontalis) a z ní vyrůstajících podecíí s keříčkovitou stavbou (thallus verticalis), na nichž se tvoří plodnice.



Keříčkovité stélky *Cladonia rangiferina* a *Usnea cavernosa*, dimorfická stélka *Cladonia fimbriata*.

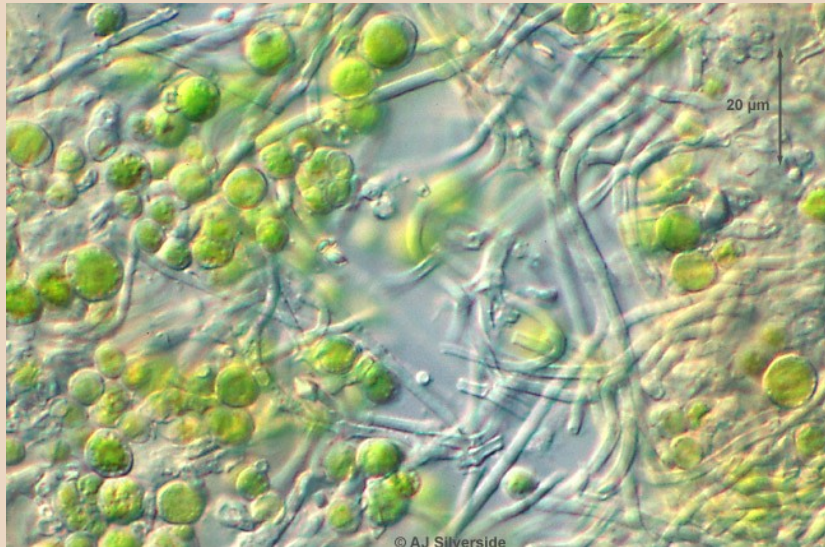
Vlevo: <http://www.mezistromy.cz/cz/index.php?page=les/rosliny-v-lese/byliny/dutohlavka-sobi/fotogalerie;>

uprostřed foto Míša Sedlářová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Rhizocarpon%20geographicum;>

vpravo foto František Bouda, <http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id5313/>

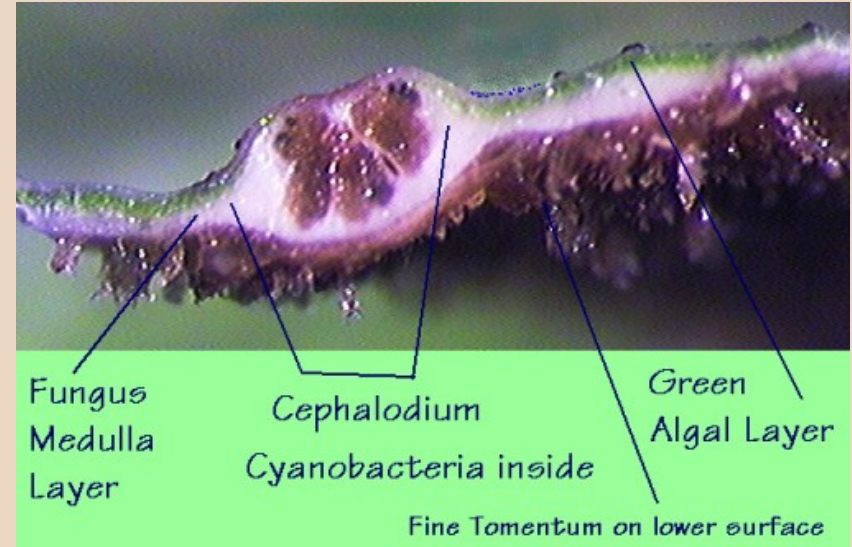
Fotobionty lišejníků představují zejména sinice nebo zelené řasy tříd *Trebouxiophyceae* a *Trentepohliophyceae* (výrazně vzácněji i zástupci jiných skupin řas):

- buňky zelených řas mají na povrchu i sporopoleninovou vrstvu – chce-li s nimi houba komunikovat (rozuměj uskutečnit výměnu látek), musí je "napíchnout", aby se dostala k jejich protoplastům (*Trebouxia* tak miluje píchání, že se volná skoro nevyskytuje :o);
- sinice tuto vrstvu nemají, houba je jen obrůstá, ukládá produkty výživy do jejich slizu, sinice též a dochází k výměně látek k oboustranné spokojenosti;
- některé druhy lišejníků mají ve stélce dva fotobionty – např. *Peltigera aphthosa* (se zelenou řasou v gonidiové vrstvě) má na povrchu ještě bradavičky se sinicemi – vnější **cefalodia**, zatímco *Stereocaulon* má ve stélce vnitřní cefalodia.



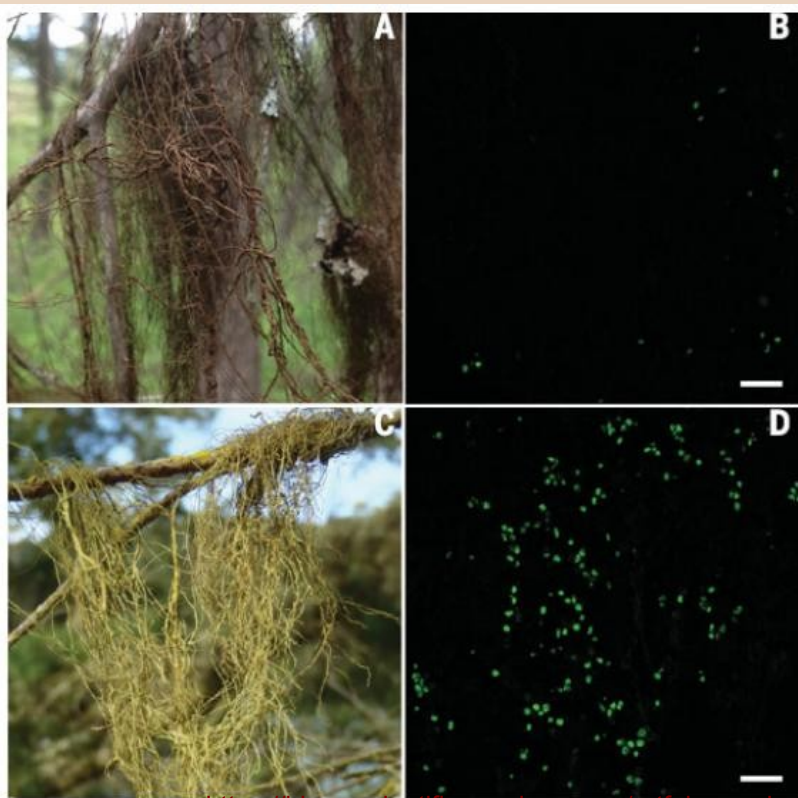
Buňky řasy *Trebouxia* mezi hyfami *Parmelia sulcata*.

Foto Alan J. Silverside, <http://www.bioref.lastdragon.org/Chlorophyta/Trebouxia.html>



Průřez stélkou s vnějším cefalodiem.

<http://ocid.nacse.org/lichenland/html/cephalodia.html>



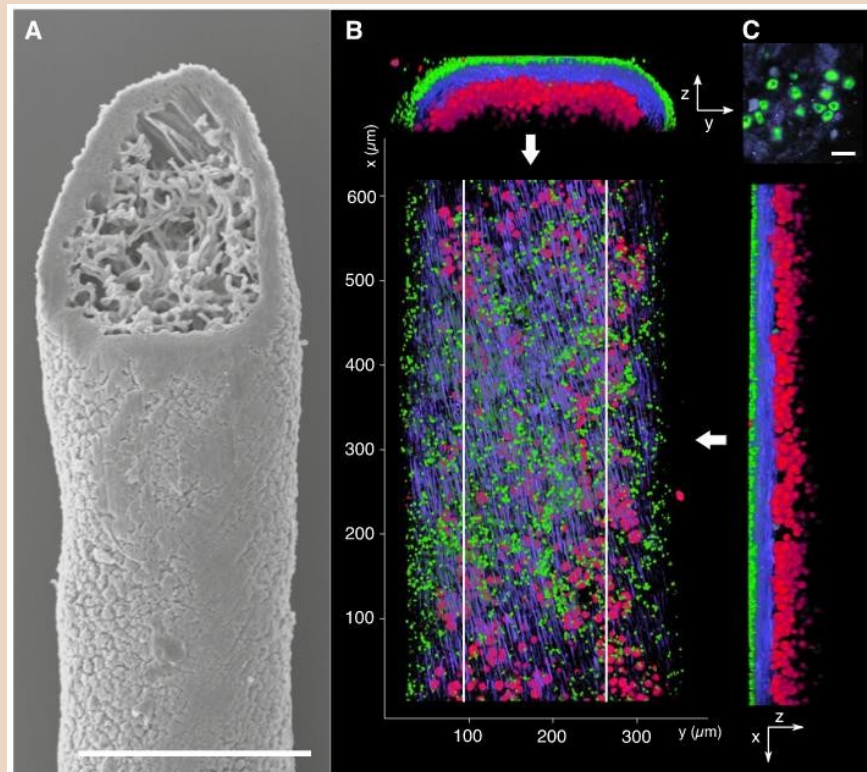
<https://blogs.scientificamerican.com/artful-amoeba/2-lichen-mysteries-solved-reveal-a-greater-hidden-truth/>

Yeast -- glowing here due to basidiomycete-specific fluorescent probes -- are much more abundant in *B. tortuosa* (C and D) than in *B. fremontii* (A and B). Scale bars = 20 micrometers. Credit: Spribille et al. 2016

Vlevo: Nahoře *Bryoria fremontii*, dole *Bryoria tortuosa* – shodný mykobiont i fotobiont, *B. tortuosa* je tedy synonymem *B. fremontii*. Liší se zastoupením kvasinek v korové vrstvě, které produkují kyselinu vulpinovou, jež činí *B. tortuosa* toxickou.

Vpravo: Fluorescenční zobrazení lokalizace symbiontů ve stélce *Bryoria capillaris*.

Řada heteromerických lišejníků má na povrchu korové vrstvy ještě třetího symbionta – kvasinkovité buňky hub z řádu *Cyphobasidiales* (*Pucciniomycotina*), které mohou ovlivnit zbarvení stélky nebo produkci chemických látek.

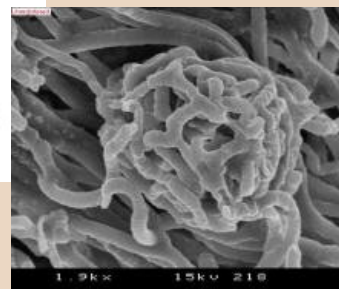
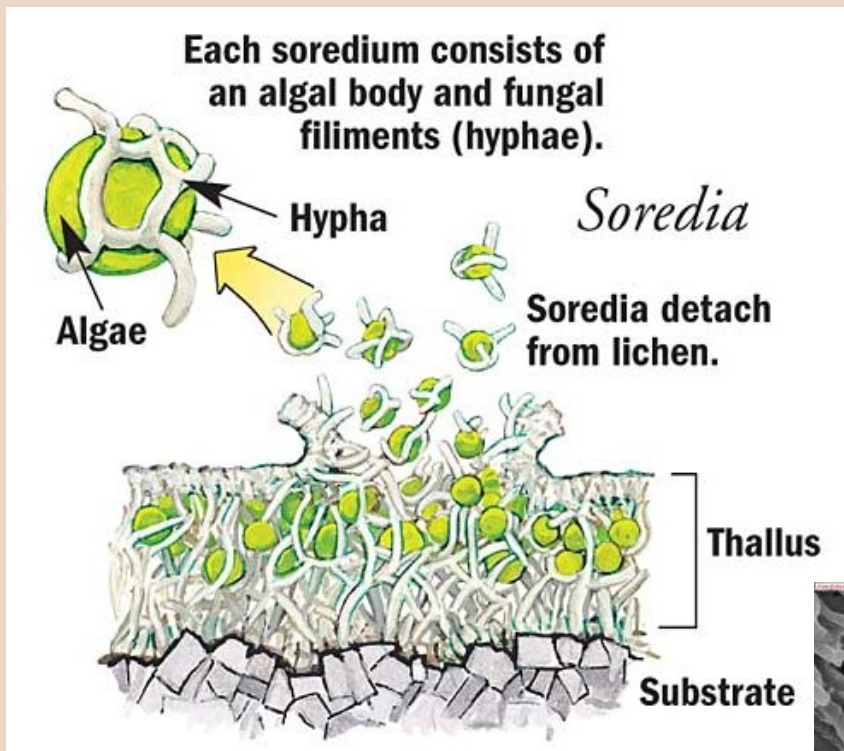


<http://www.imafungus.org/Issue/72/06.pdf>

Fluorescent imaging of *Bryoria capillaris*. A. Scanning electron micrograph of cortex surface. B. Fish hybridizations showing the *Cyphobasidium* yeasts (green), lichen fungal partner (blue), and algal partner (red); chlorophyll A autofluorescence. Note the almost continuous yeast-containing layer. See Spribille et al. (2016) for a fuller explanation. Figure courtesy of Toby Spribille.

Nejčastějšími lišejníky jsou *Ascolichenes* (označení pro lichenizované vřeckaté houby, nejde o systematickou skupinu).

Vřeckaté lichenizované houby se běžně šíří tvorbou vegetativních útvarů oddě-
lujících se z povrchu (v principu jde ve všech případech o fragmentaci stélky):
– **soredie** (jen drobné shluky hyf oplétající buňky fotobionta);



<http://www.kollathdesign.com/naturalhistory.php>

<http://www.hiddenforest.co.nz/lichens/what.htm>

Detail soredie *Cladonia* sp.

– **izidie** (válcovité výrůstky, v nichž je zachováno heteromerické uspořádání vrstev), případně stavbou obdobné, jen tvarem se liší **fylidie** (šupinovitě či lupenitě) nebo **schizidie** (odtržení svrchních vrstev stélky s gonidiovou vrstvou).

Naproti tomu u *Basidiolichenes* zřejmě nedochází k tvorbě vegetativních rozmnožovacích útvarů a rozhodující význam má pohlavní rozmnožování.

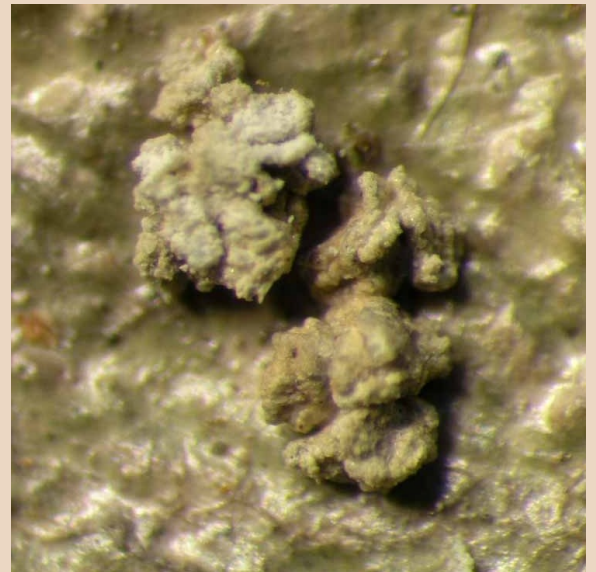
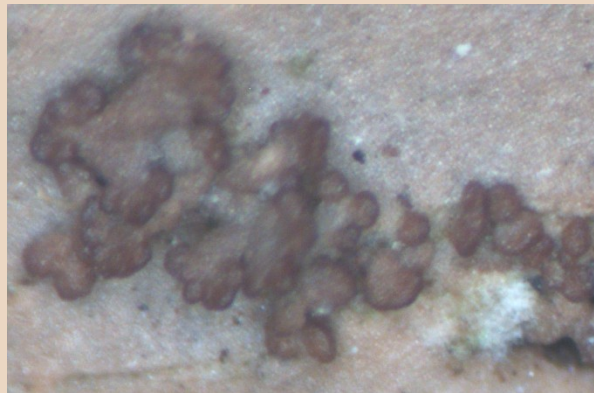
Izidie na povrchu stélky *Xanthoparmelia australasica*.

<http://www.anbg.gov.au/cryptogams/underworld/panel-4/index.html>

Schizidie na povrchu stélky *Thelotrema santessonii*.

<http://www.bgbm.org/BGBM/STAFF/Wiss/Sipman/Zschackia/Singa/Thelotrema.htm>

Fylidie na povrchu stélky *Peltigera praetextata*.



Pohlavní rozmnožování zajišťuje pouze mykobiont prostřednictvím tvorby plodnic

obdobných typů jako u jiných hub:



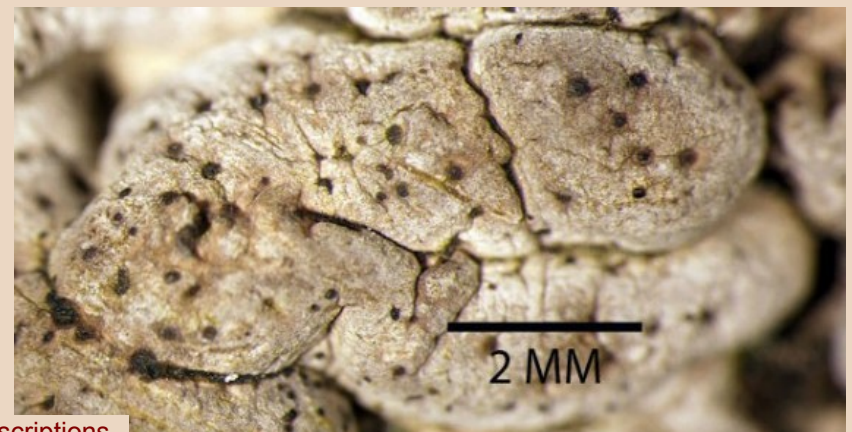
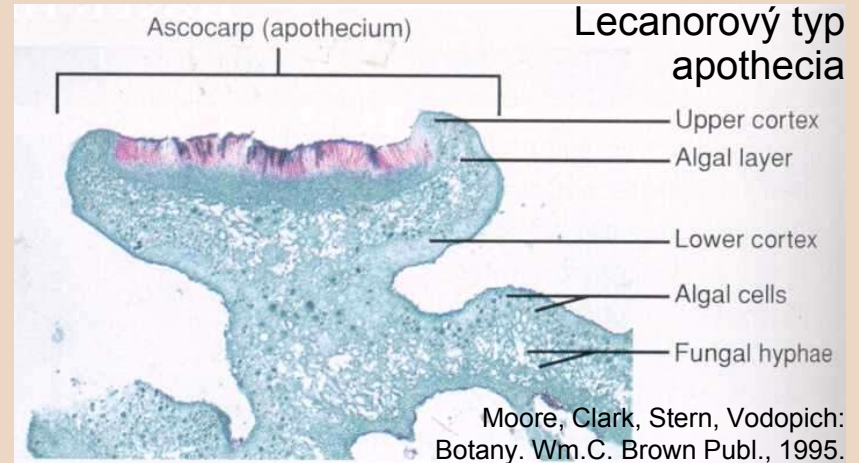
www.lichens.ie/apothecia-aid-identification/

• **Gymnokarpní** druhy vřekatých lišejníků tvoří **apothecia**:

– lecideový typ apothecií má lem tvořený jen pletivem houby, bez gonidiové vrstvy;
– lecanorový typ má na okraji stélkový houbový lem, do nějž vstupuje (pokračuje z vegetativní stélky) gonidiová vrstva.

• Druhým typem *Ascolichenes* jsou lišejníky **pyrenokarpní**, tvořící plodnice typu perithecium.

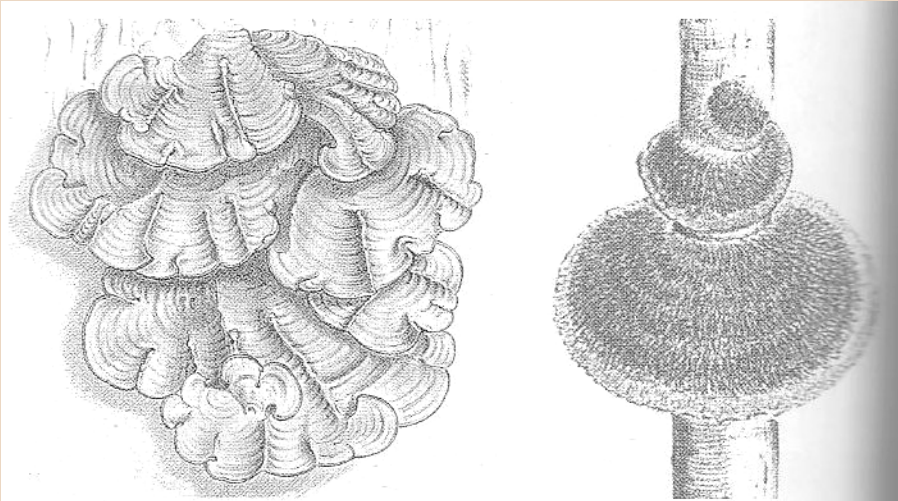
<http://www.lichens.ie/lichen-descriptions/foliose/dermatocarpon-miniaturum-l-wmann/>



Ústí perithecií *Dermatocarpon miniaturum*.

Aby vznikl lišejník, musela by spora dopadnout na svou gonidii, což je v přírodě krajně nepravděpodobné – proto jsou ze stélky uvolňovány buňky fotobionta, které lze nalézt na parafýzách mezi vřecky jako tzv. **hymeniální gonidie** => přilepí se na vycházející askospory, s nimiž jsou pak šířeny dále a s vyklíčením spory snáze vznikne nový lišejník.

- Lichenizované druhy stopkovýtrusných hub tvoří na vegetativní lišejníkové stélce stejné typy plodnic jako jejich nelichenizovaní příbuzní (resupinátní, dimidiátní, kyjovité, stipito-pileátní – ve všech případech jde o rouškaté typy).



Dictyonema glabratum

Dictyonema sericeum

Figure 11.7: Drawings of the stereoid thalli of *Dictyonema*, seen from above. – From Johow 1884.

Cléménçon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes, 2004.

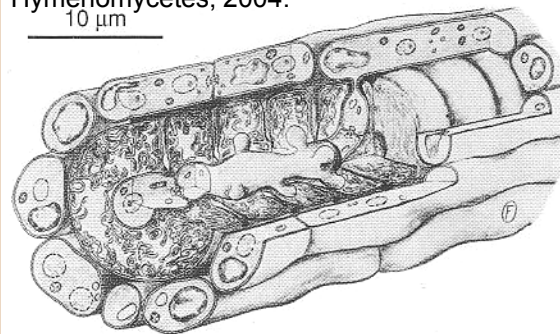


Figure 11.8: *Dictyonema sericeum* is lichenised with cyanobacteria of the genus *Scytonema*. The cyanobacterial trichomes are not only tightly surrounded by hyphae, but also penetrated by a certain hypha of the fungus. – From Oberwinkler 1984.



Clavulinopsis vernalis
na sliz. koloniích řasy
Coccomyxa v půdě.

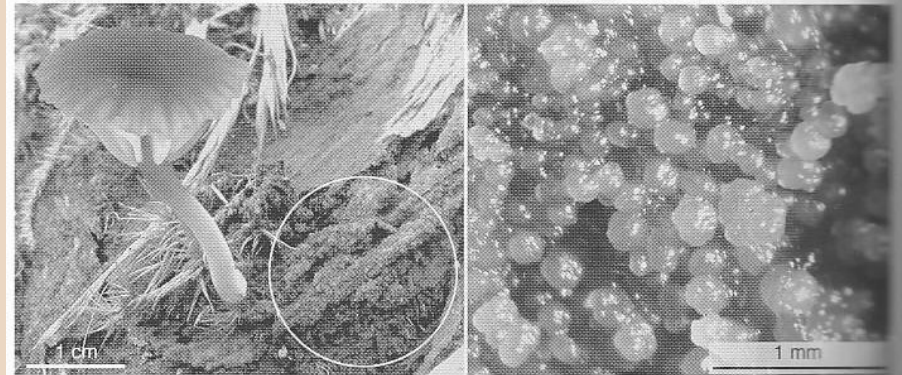


Figure 11.17: Basidiome and Botrydina-thallus (right) of *Lichenomphalia umbellifera* growing on a stump of *Picea excelsa*. The circle indicates the thallus. – Original photographs.

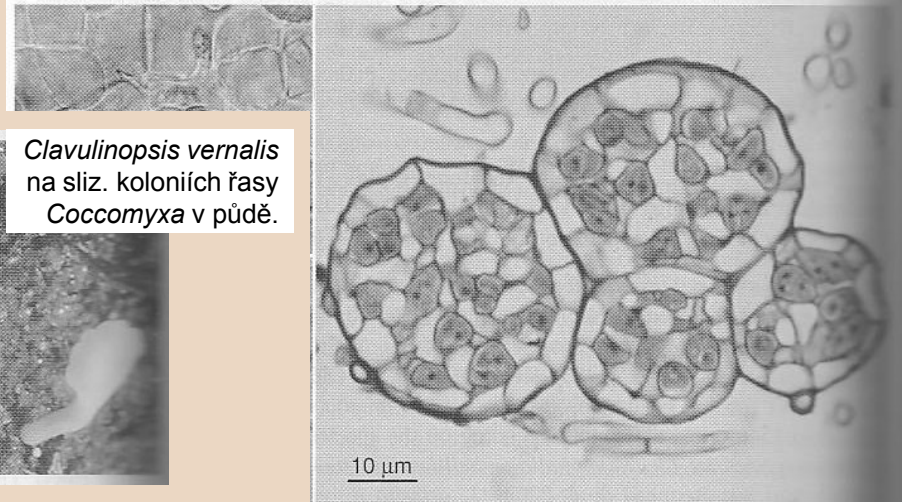


Figure 11.18: Botrydina-globules of *Lichenomphalia umbellifera*. Left: Whole mounts, algae indicated by arrows. Right: Section through a cluster of 4 globules from the strigose base of the stalk. The algae appear dark, their nuclei black. Scale applies to all photographs. – Original photographs.

RŮST HOUBOVÉ STÉLKY

Růst houbových buněk, resp. mycelia je teoreticky neukončený, v přírodě však naráží na limity živin a ekologických faktorů.

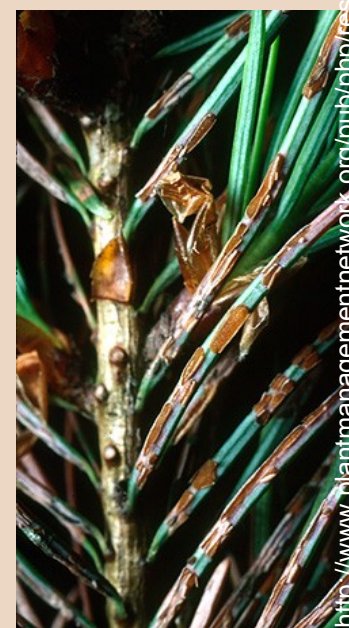
Nejdůležitější podmínkou pro růst mycelia a tvorbu plodnic je **dostatek vody** (vody je v plodnicích běžných hub 90-95 % /hmotnostních/, takže se není co divit). Snáze, pravidelněji a v delším časovém rozmezí tvoří plodnice dřevní houby oproti pozemním – i když půda je vyschlá na troud, ve dřevě je určité množství vody (kterou si navíc dřevní houby dokáží "vyrobit" rozkladem sacharidů).

Druhým omezujícím faktorem je teplota – různé druhy potřebují různou teplotu ke své fruktifikaci (*Flammulina velutipes* tvoří plodnice skoro výhradně v zimě), některé mají velmi širokou toleranci (*Pleurotus ostreatus*).

Světlo (na rozdíl od zelených rostlin) není pro houby významným faktorem – růst mycelia neovlivňuje skoro vůbec, nedostatek světla se může projevit deformitami při tvorbě plodnic.

(Vliv fyzikálních faktorů na růst a tvorbu plodnic je podrobněji rozebrán v kapitole *Houby a jejich prostředí* přednášky *Ekologie a význam hub.*)

Rhizoglyphus melleus – příklad růstu limitovaného podmínkami; po opadu jehlic vytvoří plodnice, uvolní askospory a mycelium odumře.



U terestrických (pozemních) hub se **mycelium** rozrůstá v půdě **všemi směry** => rovnoměrný izodiametrický růst je základem pro tvorbu plodnic v "**čarodějných kruzích**" (rozměry v řádu decimetrů až desítek metrů – takto velké kruhy mohou být viditelné ve stepních nebo lučních biotopech). Všesměrný růst mycelia může být ovlivněn negativně (omezení růstu překážkou, mechanickým přerušením, zaschnutím apod.) nebo pozitivně (rychlejší růst v místech, kde jsou příhodné ekologické podmínky – víc živin nebo dochází k zadržování vláhy apod.).

"Čarodějné kruhy" tvoří jen některé druhy (je známo asi 60 druhů – není vyloučeno, že jich je i víc, ale třeba nefruktifikují natolik zaráz, aby byl výrazný kruh pozorován). Je to vysvětlováno jejich konkurenční schopností, díky které není růst mycelia omezován – u některých zástupců byly zjištěny antibiotické (***Calocybe gambosa***) nebo toxické látky (kyanovodík u ***Marasmius oreades***).

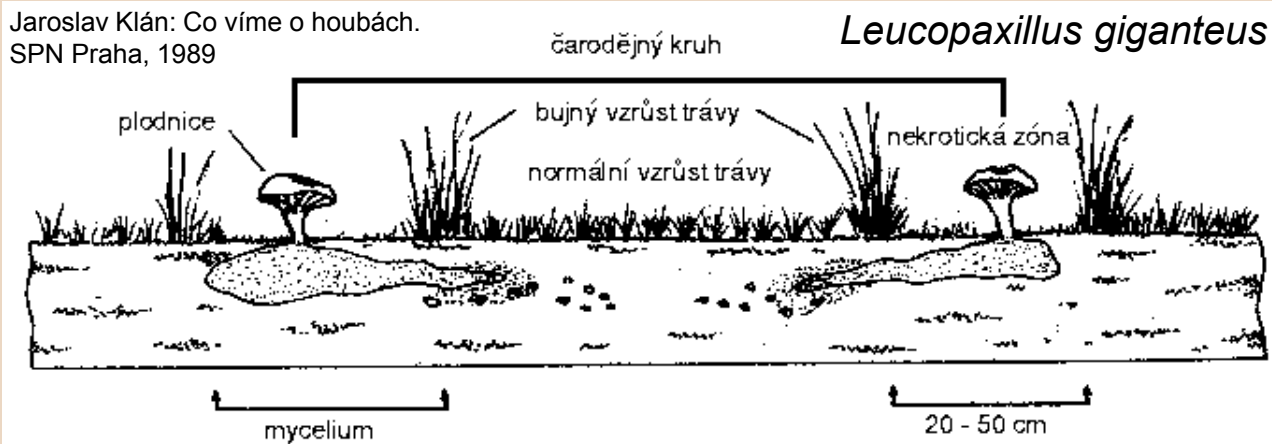
Hyfy se jinak spíše vyhýbají cizím hyfám nebo s nimi nereagují (pokud nerozpoznají geneticky kompatibilní hyfu a nedojde k tvorbě anastomóz nebo pohlavnímu procesu).



Foto vlevo: <http://vseozahrade.blog.cz/0708/skodi-charodejne-kruhy-v-travniku>

Foto vpravo: http://www.angliangardener.co.uk/green_up_your_fingers/pest_diseases/fairy_rings.htm

Jaroslav Klán: Co víme o houbách.
SPN Praha, 1989



Tvorba plodnic je doprovázena nárůstem množství mycelia a jeho silnou metabolickou aktivitou => tato skutečnost má negativní vliv

na vegetaci v dané oblasti (aktivita houby vede k zadržování vody a kyslíku, případně i ke snížení pH půdy) => vzniká zde "**nekrotická zóna**" s omezeným růstem rostlin – toto je možno vidět např. u "čarodějných kruhů" *Marasmius oreades*, *Calocybe gambosa*, *Entoloma clypeatum*, nebo *Agaricus* spp., u jiných druhů naopak nekrotická zóna není zřetelná.

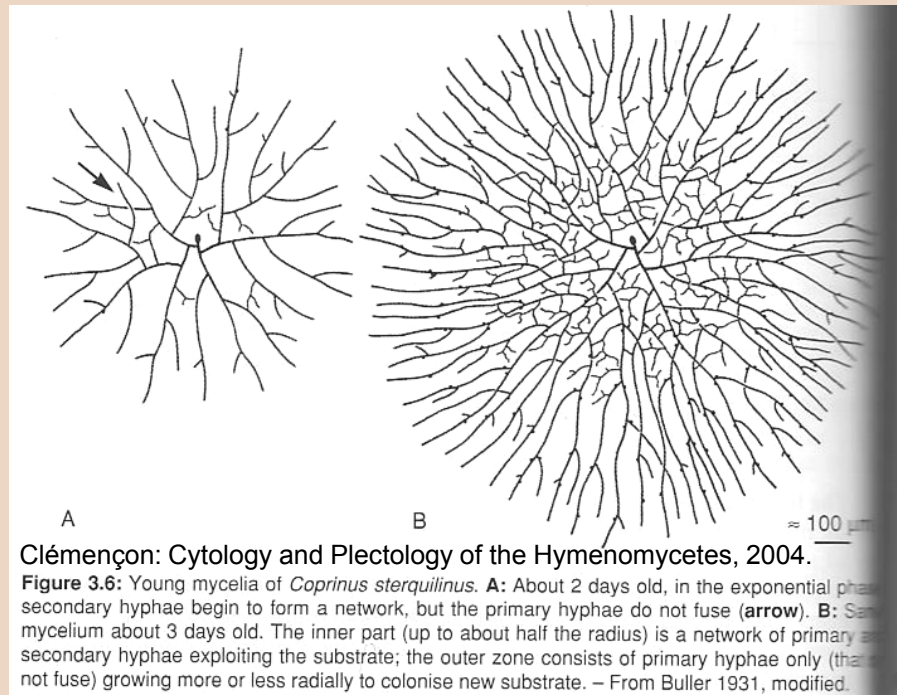
Naopak kolem nekrotické zóny ("před" a "za" ní ve směru rozrůstání mycelia) se rostlinám zjevně daří lépe než jinde na stanovišti – zvýšenou degradační činností mycelia se do okolí této zóny uvolňují potřebné látky, zejména jde o dusíkaté sloučeniny a svou roli hraje také zvýšená tvorba humusu. V některých případech bujný růst rostlin v této oblasti nastává až další rok, až masa mycelia odumře a uvolní do půdy živiny.

Zcela uvnitř "čarodějného kruhu" pak mohou být podmínky pro růst rostlin horší, kromě úbytku živin se mohou projevit i hydrofobní molekuly, uvolněné z těl hub, které činí půdu vodoodpudivou.

Poněkud jiný případ představuje pěstování hub na umělých půdách – zde nejsou přirozené překážky a faktory prostředí se moc nemění, na druhou stranu je zde k dispozici omezené množství živin.

Zprvu se hyfy rozrůstají všesměrně od inokula, posléze se diferencují na primární hyfy (odstředivý růst, "kolonizace nového území") a sekundární hyfy (větvení do boku, tvorba síťovité struktury, "vytěžení substrátu" v daném místě).

Je-li v kultuře nouze o dusík, houba začne rozkládat chitin ve starších částech a transportuje uvolněný dusík do rostoucí špičky.



Vzhledem k postupnému vyčerpání živin lze **růst kultury** rozdělit časově na tři fáze: fázi exponenciálního růstu, fázi stacionární a fázi odumírání (proto je třeba při pěstování zavčas houbu přeočkovat na jinou misku) a prostorově na 4 zóny: vnější růstovou (rostoucí špičky hyf, obvykle jen primární hyfy), produktivní (zde se ukládá nejvíc biomasy v hyfách), zásobní (zde už jen uložení živin, případně jejich redistribuce) a zónu odumírání (buňky vakuolizované, potažmo prázdné, autolýza buněčné stěny) /viz též závěr kapitoly o růstu hyf/.

Růst houbové stélky ovlivňují i **cirkadiánní rytmy** (perioda 24 hodin). Z prostředí houby dostávají signály (časové podněty; „zeitgebers“), které kalibrují vlastní vnitřní oscilátor => následují výstupy, cirkadiánní fenotypové projevy (princip vstup–oscilátor–výstup je obdobný jako u jiných eukaryot). „Zeitgebers“ u hub představují v první řadě světlo (předpokládá se jednoduchá signalizační dráha, prokázaná při reakci na modré světlo) a teplota (komplexní působení, ovlivňuje spoustu procesů). Možný je i vliv cyklického vyčerpání živin.



Nahoře: *Chrysonilia crassa*
(anamorfa od *Neurospora crassa*), sporulace
v cirkadiánní periodě.

Foto S. Brody, <http://inls.ucsd.edu/~lev/gene/>

Vlevo: rytmická sporulace
Monilia fructigena (anamorfa
od *Monilinia fructigena*).

Foto Josef Hlásek, http://www.hlasek.com/monilinia_fructigena_a7261.html

Vpravo: rytmická tvorba
soustředných pásů mycelia
Hypholoma fasciculare.



Pro **růstové změny a pohyby** ovlivněné podmínkami prostředí lze použít pojem **tropismy**. Jedná se o ohyby (změnu směru růstu hyf) nebo "pohyby" spojené s fyziologickými pochody živé houby:

- **Geotropismus (gravitropismus)** je znám již od první poloviny 19. století (Schmitz 1842). Jeho projevy můžeme sledovat u kloboukatých *Agaricomycetes*, ale i u spájevých hub (*Phycomyces*).

Základní směr růstu plodnic je negativně geotropický, naopak orientace hymenoforu je pozitivně geotropická (dochází i k "narovnávaní" plodnic vyrostlých v jiném směru než kolmo od země nebo tvorbě hymenoforu na novém místě například u chorošů, když se změní poloha substrátu a tím i plodnice).

Lentinus (Pol.) arcularius

Foto Pavol Baksy, www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=39098&next_img_type=gallery

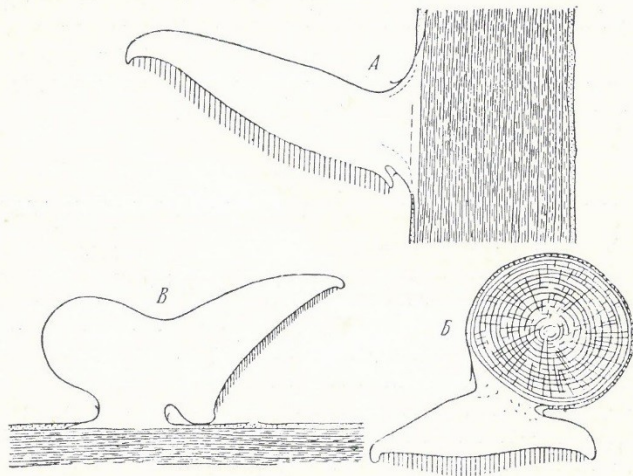


Fomes fomentarius

http://botit.botany.wisc.edu/toms_fungi/images/fftwo.jpg

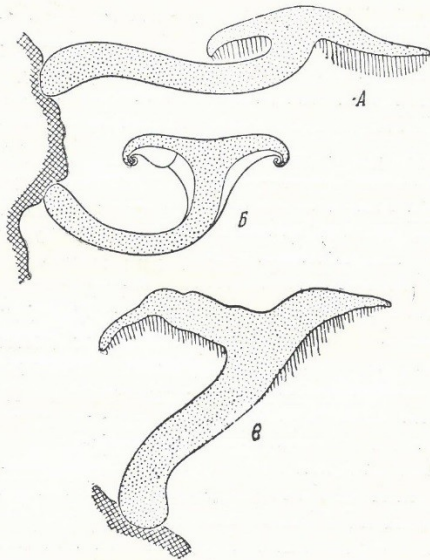
Význam orientace hymenoforu je zřejmý – úhel sklonu rourek nebo lupenů zásadně ovlivňuje efektivitu vypuštění spor (padají dolů), navíc spory stopkovýtrosých hub jsou oddělovány kapkou vody u bazidie (viz kapitolu [Spory hub](#)), musí tedy být chráněny před deštěm.





Фиг. 56. *Polyporus betulinus* ($\times 2/3$).

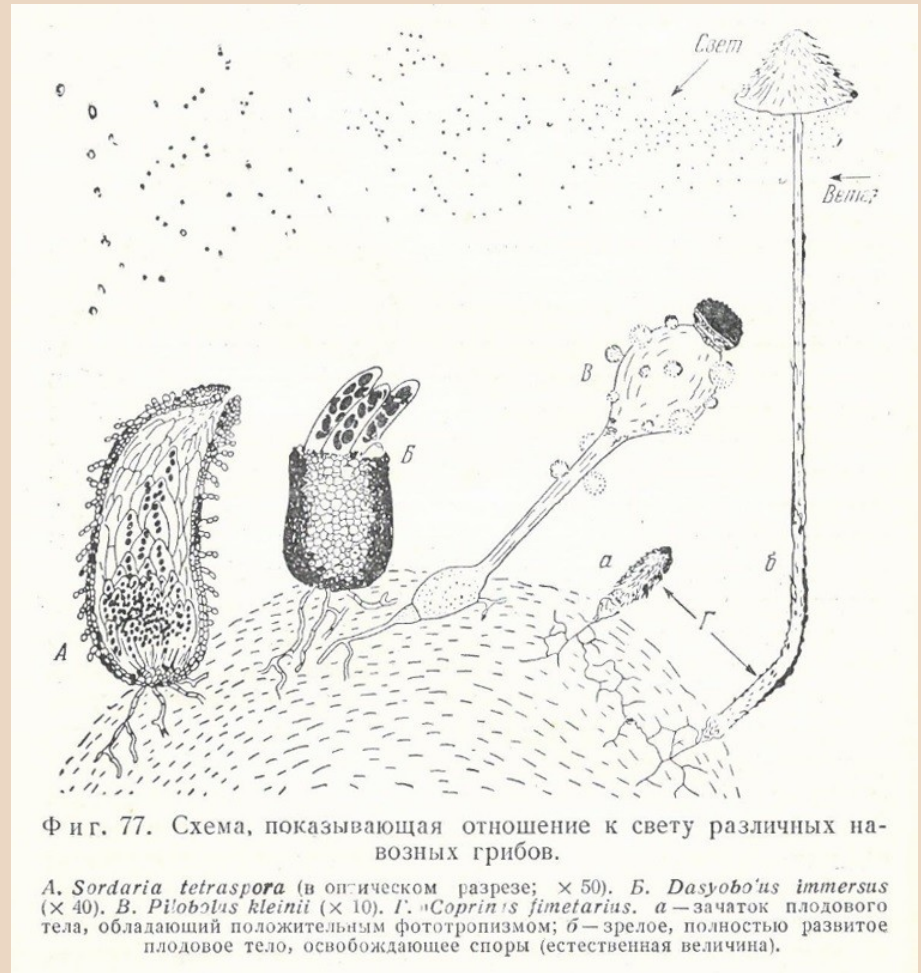
А. Продольный разрез через ствол небольшой березы; видно плодовое тело. Б. Поперечный разрез горизонтальной ветви березы; видно плодовое тело на ее нижней стороне. В. Плодовое тело на верхней стороне упавшего березового ствола, которое развилось из зачатка, появившегося, когда ствол еще стоял вертикально.



Фиг. 51. Плодовые тела шляпочных грибов, растущие на очень наклонной поверхности.

В результате отрицательного геотропизма ножки шляпки располагаются в более или менее горизонтальном положении, а определенное положение поверхностей, несущих гимений, регулируется благодаря положительному геотропизму пластинок, трубок или шпилев. А. *Boletus chrysenteron*. Б. *Paxillus involutus*. В. *Hydnum repandum*.

Další příklady geotropického růstu a orientace hymenoforu u plodnic kloboukatých hub i chorošů.



Фиг. 77. Схема, показывающая отношение к свету различных названных грибов.

А. *Sordaria tetraspora* (в оптическом разрезе; $\times 50$). Б. *Dasyboletus immersus* ($\times 40$). В. *Pilobolus kleinii* ($\times 10$). Г. «*Coprinus fimetarius*. а — зачаток плодового тела, обладающий положительным фототропизмом; б — зрелое, полностью развитое плодовое тело, освобождающее споры (естественная величина).

Působení různých fyzikálních faktorů na příkladu společenstva koprofilních hub – zatímco u *Coprinus fimetarius* převládá geotropismus (dochází k narovnání šikmo vyrůstajícího třeně), u dalších hub se dominantně uplatňuje fototropismus (viz dále).

C. T. Ingold: Dispersal of fungi, Oxford, 1953.

Ruský překlad Puti i sposoby rasprostraneniya gribov, Izdatel'stvo inostranoj literatury, Moskva, 1957.

Mechanismus působení gravitace spočívá v rozdílném tlaku na buněčné struktury v horizontální nebo vertikální pozici (pozice jádra ovlivňuje vakuolu a ta zase vylučuje růstové látky v místě s potřebou prodlužovacího růstu). V porovnání s ostatními signály prostředí (světlo, vítr, působení vody či chem. látek) bývá vliv gravitace slabší.

Kern et al. 1997; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_2.ppt

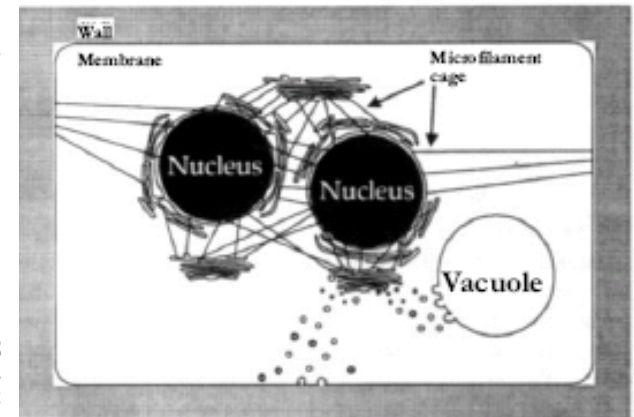
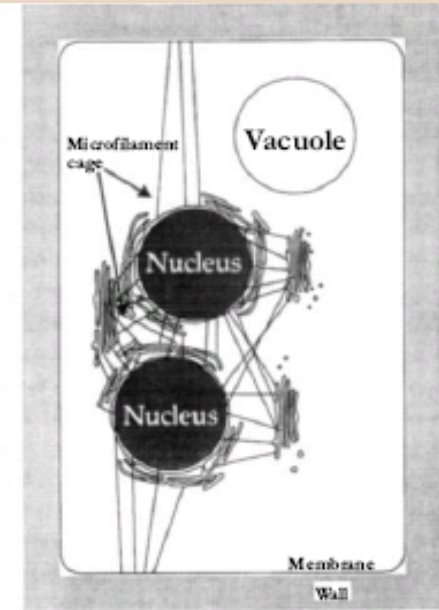
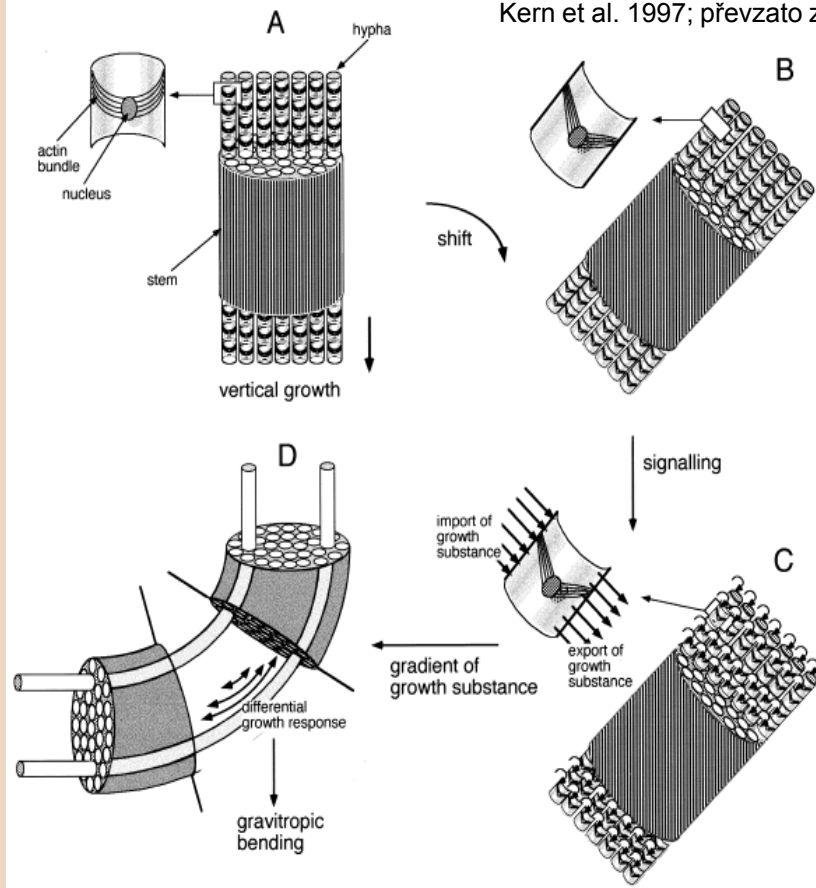
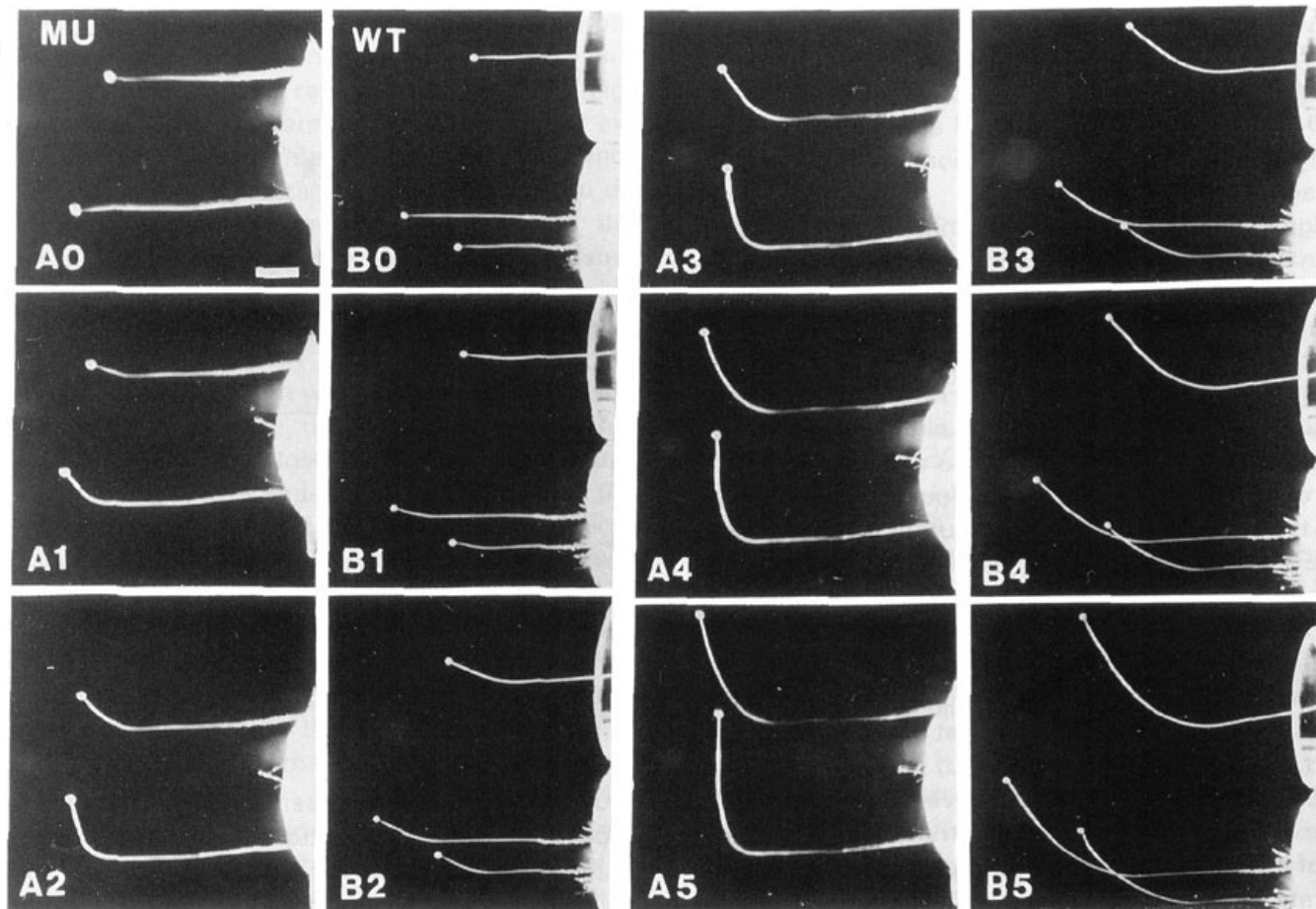


Fig. 9A-C. Diagrammatic representation of the proposed events in the gravitropism of *Flammulina*. A Each hypha is equipped with individual gravisensors. This property is attributed to the nuclei, which are suspended in a web of actin filaments anchored in the plasma membrane. *Arrow*, gravitational vector. B Any shift from the vertical position is converted into a change in the gravitational pull exerted on the plasma membrane. This leads to a functional distinction of upper and lower flanks of the individual hyphae within the transition zone. C Each hypha is also equipped with signalling capabilities, e.g. by importing a growth factor at its upper flank and secreting it at its lower flank. In this way a positional signal can be generated and amplified perpendicular to the axis of the transition zone by the coordinated action of all hyphae. D This gradient is then translated into a differential growth response leading to gravitropic bending

Diagrammatic model of hypothesized gravity perception mechanism in a fungal cell. Top diagram shows vertical orientation of a cell while the bottom shows horizontal orientation. Stress on microfilament cage stimulates the endomembrane system to release growth (or growth-suppressing) factors, membrane and wall-building materials, and possibly hormones or other signaling factors. (From: Moore D, et al. 1996. *Myological Research* 100:257-273.)



Gravitace nemusí působit na všechny houby stejně, a to ani v rámci jednoho rodu – příkladem může být hypergravitropický mutant z rodu *Phycomyces*.

Ootaki et al. 1995;
převzato z [http://
botany.natur.cuni.cz/
koukol/ekologiehub/
EkoHub_2.ppt](http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_2.ppt)

2. Successive photographic records of the negative gravitropism of the hypergravitropic mutant spps (MU; A series) and the wild-type spps of small diameter (WT; B series) of *Phycomyces*. The spps were placed horizontally in the dark (time=0) and photographed at 1-h intervals (numbered on the photographs as 1–5). Bar=3 mm.

Různé druhy hub byly předmětem studií jejich růstu ve stavu beztlíže – s použitím různých metod (pěstování na orbitální stanici nebo užití klinostatu) došly k různým výsledkům, ale například u *Pleurotus pulmonarius* byl pozorován normální vývoj plodnice i v beztlížném stavu (stanice Saljut-5, Saljut-6; Kasatkina et al. 1980).

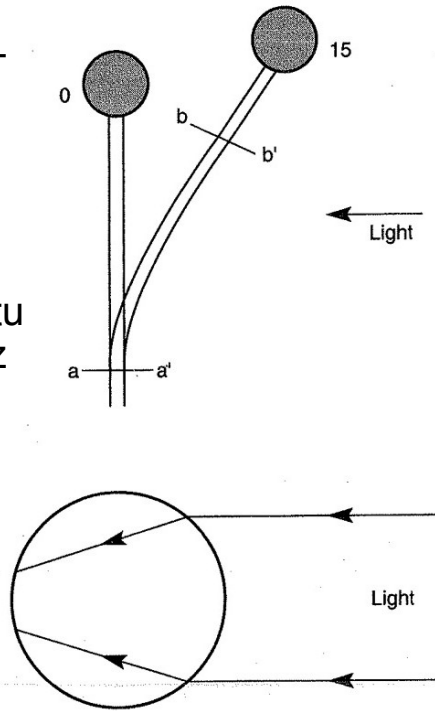
- Pozitivní **fototropismus** se projevuje u sporangioforů (*Pilobolus*, *Phycomyces*), konidioforů (*Aspergillus giganteus*) a korémií (*Penicillium claviforme*), ke světlu se orientují ústí perithecií (*Sordaria fimicola*) a vřecka v apotheciu, za světlem rostou i třeně stopkovýtusných hub.



Sordaria fimicola (hnojinka) s ohnutým krčkem perithecia.

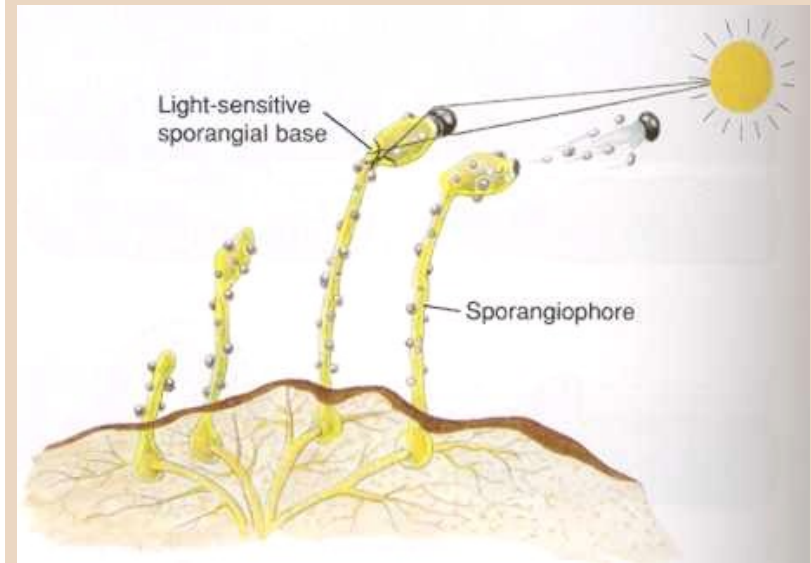
Foto George Barron, <http://www.uoguelph.ca/~gbarron/MISCE2002/sordar2.jpg>

Rostoucí sporangiofor rodu *Phycomyces* se ohýbá za světlem – díky „efektu čočky“ (viz průřez) je urychlen růst na straně odvrácené od světla.



Pilobolus (měchomršť) natáčí sporangiofor směrem ke světlu na základě fotorecepce na bázi subsporangialního vaku. Sporangium je tak následně odmršťováno směrem do volného prostoru.

R. Moore, W.D. Clark, K.R. Stern, D. Vodopich: Botany. Wm. C. Brown Publ., 1995.



M. J. Carlile et S. C. Watkinson: The Fungi. Academic Press, London, 1994.

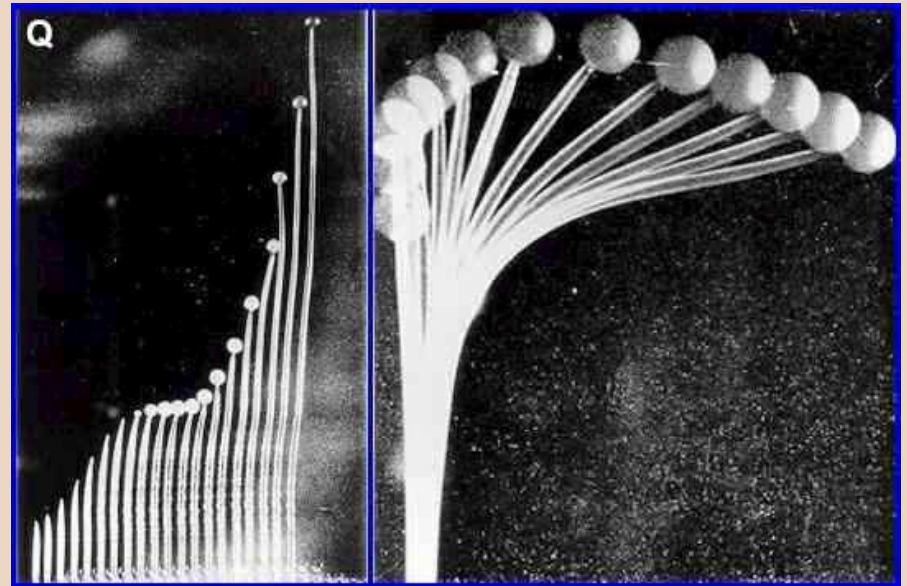
Figure 4.5 Phototropism of the sporangiofor of *Phycomyces*. A, Growth and curvature of a sporangiofor during its final phase of elongation, after sporangium formation. The position of the sporangiofor at the onset of unilateral illumination (0) and 15 minutes later (15) is shown. It can be seen that for curvature to occur wall growth has to be greater on the far side (a-b) of the sporangiofor than on the side near the light source (a'-b'). B, A diagrammatic section of the sporangiofor (as for example at a-a') showing how light is focused on the far side of the sporangiofor.

Fototaxi (taktéž pozitivní) lze pozorovat u bičíkatých spor a u plazmodií hlenek, stejně jako při migraci shluku améb a tvorbě sorokarpu (*Dictyostelium*).

Jaký je význam pohybu či růstu za světlem? Orientace směrem ke světlu znamená směr ze substrátu do volného prostoru a tím pak lepší možnost rozptýlit spory nebo konidie do prostředí.

V prostředí dochází obvykle ke vlivu různých stimulů a směr růstu je dán kombinací jejich působení – například sporangiofor *Phycomyces* roste pod úhlem, jenž je výsledkem geotropismu a fototropismu.

Vlevo růst sporangioforu *Phycomyces* (všimněme si zastavení prodlužovacího růstu při tvorbě sporangia), vpravo fototropický ohyb v průběhu 15 minut.



Orig. foto W. Shropshire, 1963; *Physiological Reviews* **43**, 38-67;
<http://www.biology.ed.ac.uk/research/groups/jdeacon/microbes/apical.htm>

Tyto dva faktory spolu úzce souvisí i u plodnic stopkovýtrusných hub, kde výsledek často vychází z jejich střídání – příkladem může být *Polyporus brumalis*, kde ve tmě bylo pozorováno negativně geotropické formování třeně; ten při bočním osvětlení začne růst pozitivně fototropicky, ale následný vývoj klobouku je zas negativně geotropický, čímž dojde k opětovnému narovnání.

- Některé plodnice natáčejí klobouky proti větru – **anemotropismus** těchto hub je zřejmě způsoben různým obsahem vody v hyfách ("vysušení" na návětrné straně); naproti tomu u *Phycomyces* byl pozorován růst ve směru slabého větru. Rozpoznání větru/závětrí může mít teoreticky význam i pro obrůstání překážek.
- **Fyzikální pohyby** (nejsou dány růstem ani jinak spojeny s fyziologickými pochody houby) jsou například pohyby hygroskopické (vnější okrovka *Astraeus*) nebo změna turgoru buněk vedoucí k vystřelování spor z vřecek, bazidií nebo peridiol u některých břichatek /viz též dále v části o uvolňování spor/.



Foto Ladislav Pomšár



Foto Ladislav Tábi

http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=53026 http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=54917

Astraeus hygrometricus (hvězdák vlhkoměrný) a jeho přizpůsobení růstu na vysychajících stanovištích – za vlhka jsou cípy okrovky doširoka rozevřené, za sucha se svinují kolem teřichu.

- Růst hyf ovlivněný koncentrací vody anebo určitých látek (zejména živin) v substrátu lze označit jako **hydro- a chemotropismus** (při nižší koncentraci bývá pozitivní, při příliš velké naopak negativní; totéž platí i pro fototropismus).
- U některých druhů (půdní houby kolem položených kabelů) dochází k orientovanému růstu hyf v elektrickém poli – tento jev je označován jako **galvanotropismus**. Byl pozorován anodotropismus i katodotropismus;

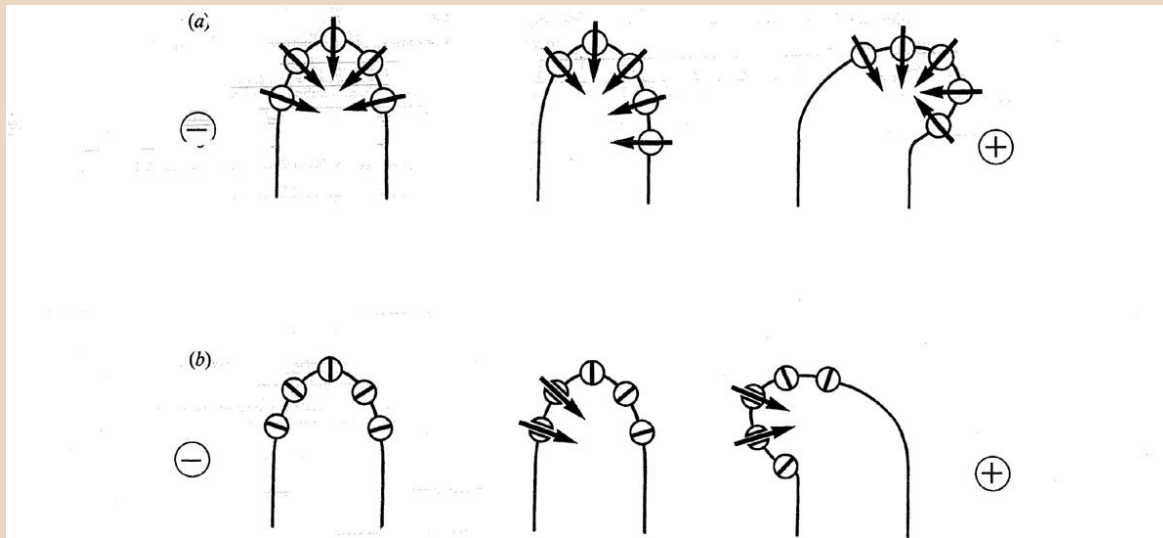


Fig. 4. Hypothesis to explain anodotropic and cathodotropic orientations of hyphal tips of different fungi after being exposed to electrical fields. The hyphal tip is shown before electrical field application (left) and then immediately after (centre) and sometime after field application (right). In (a) the electrical field causes a redistribution of calcium channels towards the anode-facing side of the hypha. Induced cytoplasmic elevation of the Ca^{2+} concentration at the anodic side of the cell due to aggregation of channels and hyperpolarization of the cell membrane promotes growth and bending towards the anode. Cathodotropic hyphae (b) are proposed to have voltage-gated calcium channels that open upon depolarisation of the membrane potential at the cathode-facing side of the cell. Calcium ion entry and subsequent bending therefore occurs cathodically. The galvanotropic behaviour of an individual hypha is therefore proposed to reflect the relative numbers of voltage and non-voltage gated channels in the apical membrane and the external charge on the channel protein, that is in turn influenced by external pH.

Lever et al. 1994; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_2.ppt

tato preference může být nejen proměnlivá pro jednotlivé druhy, ale nestálá i v průběhu růstu mycelia, např. klíčící hyfa roste jinak než vegetativní hyfy. Směr růstu hyf je dán přítomností různých typů Ca^{2+} kanálů v membráně, ale závisí i na pH a složení substrátu.

„Nevíš kudy kam? Zeptej se hlenek!“ aneb řízený pohyb v přímém přenosu: Jakmile *Physarum polycephalum* úspěšně prozkoumalo bludiště, upravilo své plazmodium tak, aby co nejkratší cestou propojilo dva zdroje živin.

Nakagaki et al. 2000;
převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_10.ppt

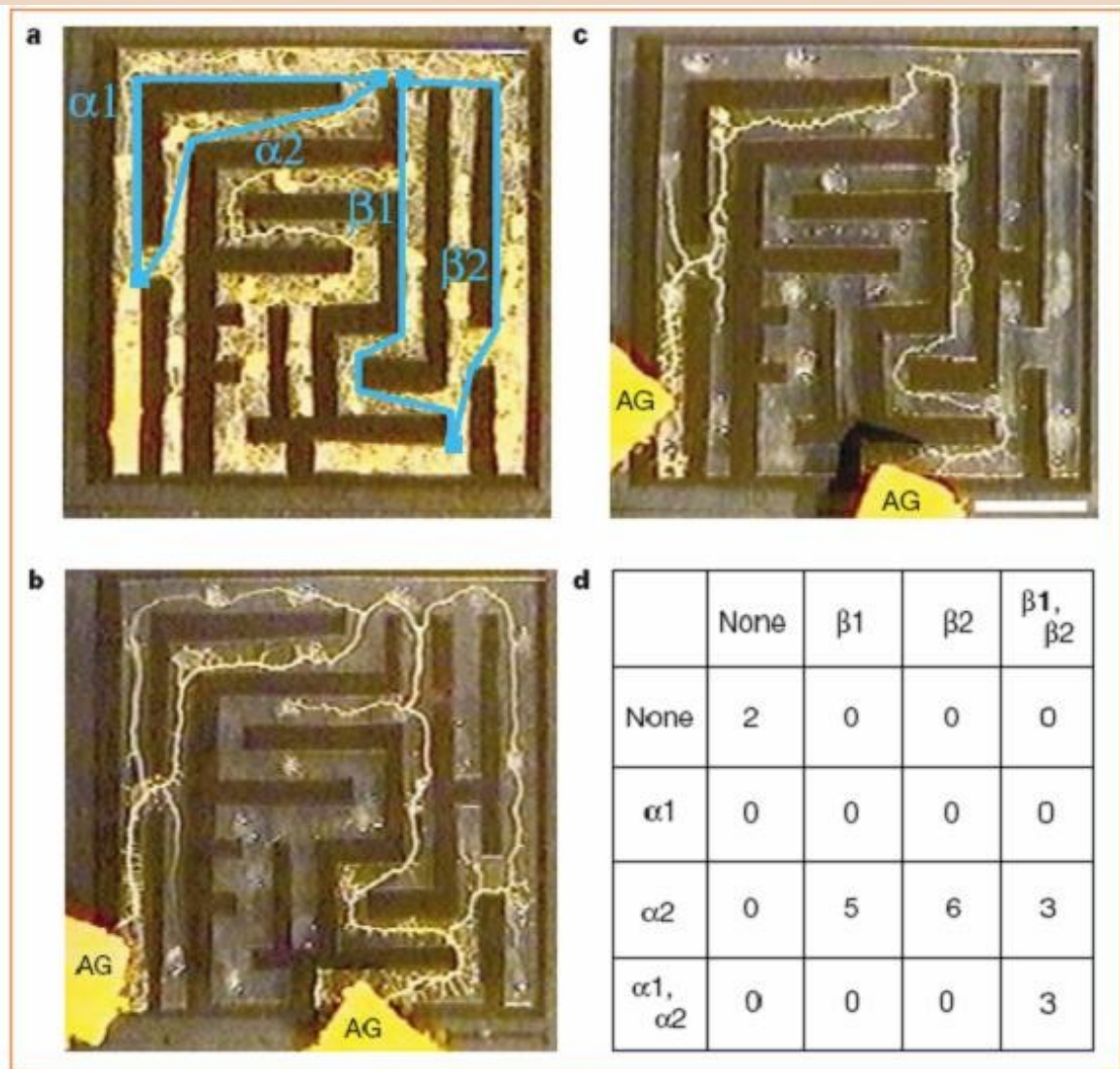
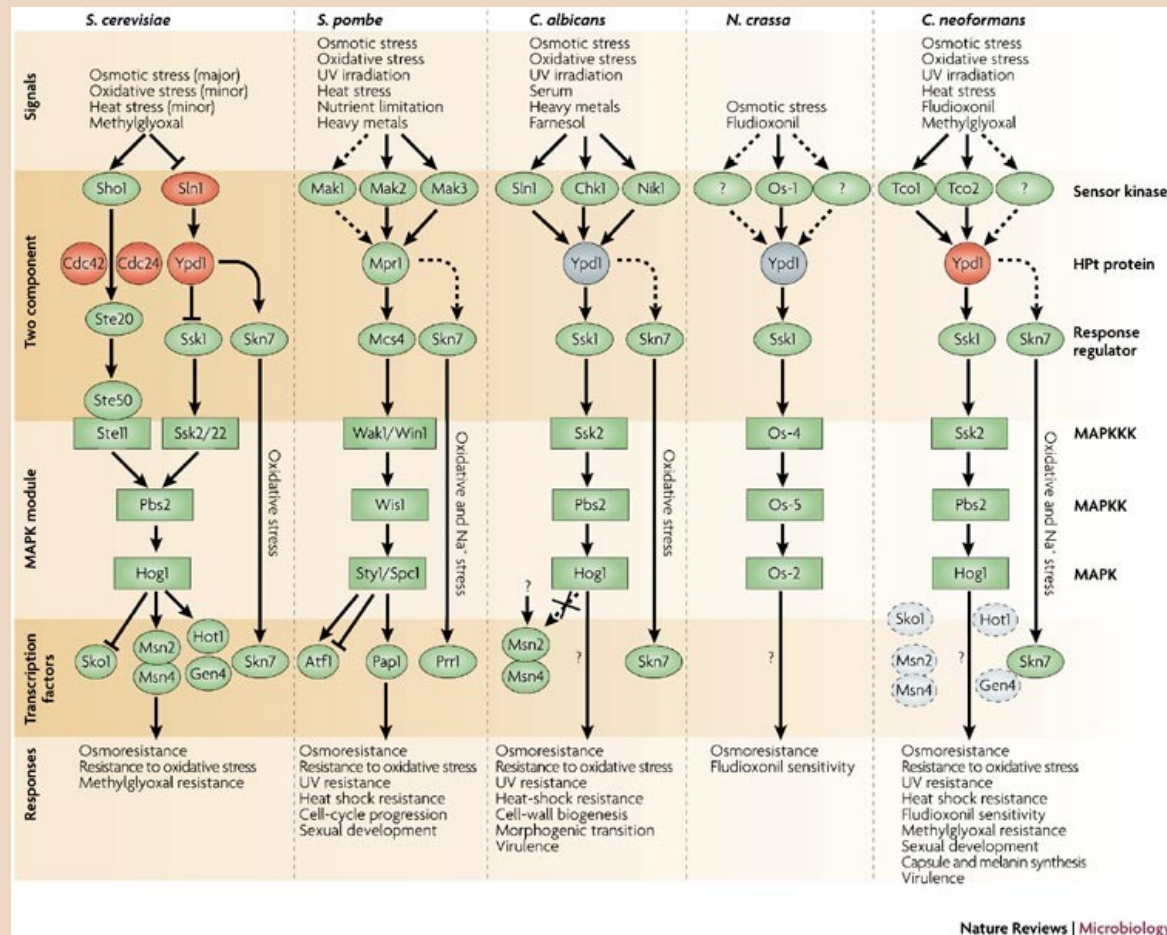


Figure 1 Maze-solving by *Physarum polycephalum*. **a**, Structure of the organism before finding the shortest path. Blue lines indicate the shortest paths between two agar blocks containing nutrients: $\alpha 1$ (41 ± 1 mm); $\alpha 2$ (33 ± 1 mm); $\beta 1$ (44 ± 1 mm); and $\beta 2$ (45 ± 1 mm). **b**, Four hours after the setting of the agar blocks (AG), the dead ends of the plasmodium shrink and the pseudopodia explore all possible connections. **c**, Four hours later, the shortest path has been selected. Plasmodium wet weight, 90 ± 10 mg. Yellow, plasmodium; black, 'walls' of the maze; scale bar, 1 cm. **d**, Path selection. Numbers indicate the frequency with which each pathway was selected. 'None', no pseudopodia (tubes) were put out. See Supplementary Information for an animated version of **a–c**.

Citát na závěr: *Fungi possess almost all the senses used by humans. They can sense light, gases, chemicals and surfaces. In addition, fungi can also sense gravity and electric fields, and one fungal species (Phycomyces blakesleeanus) can sense adjacent objects. Light and temperature can be used to entrain and reset the fungal circadian clock. Fungal cells sense each other through secreted pheromones during mating or through small molecules produced at high cell densities for quorum sensing.*

Yong-Sun Bahn, Chaoyang Xue, Alexander Idnurm, Julian C Rutherford, Joseph Heitman and Maria E Cardenas (2007): Sensing the environment: lessons from fungi. Nature Reviews Microbiology 5: 57-69; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehuh/EkoHub_2.ppt



Dnes jsou mechanismy reakcí hub na stimuly z prostředí známy i na molekulární úrovni, tj. kaskády signálních drah a zúčastněné proteiny.